

**ANOMALIES DU DÉVELOPPEMENT
CHEZ *ANTITHAMNIONELLA SARNIENSIS*
(RHODOPHYCEAE, CERAMIACEAE).**

1 : formation et début du développement des tétraspores

F. MAGNE*

RÉSUMÉ. - Chez la Céramiacée *Antithamnionella sarniensis* Lyle, la segmentation du contenu des tétrasporocystes est souvent anormale. Les spores formées sont de taille variée et pourvues de 1, 2, 3 ou 4 noyaux. Le développement de ces tétraspores aboutit le plus souvent à des embryons monstrueux à croissance très lente et à morphologie atypique. Les cellules sont courtes, souvent incomplètement séparées et à contenu multinucléé. Toutefois leur métabolisme, ainsi que les divisions nucléaires, ne sont pas entravés. Ces embryons finissent toujours par mourir, sauf certains - rares - qui peuvent reprendre une croissance et une morphogénèse normales. Il semble que l'état plurinucléé soit la cause du développement anormal. Une mortalité très élevée frappe également les spores dès leur libération, y compris celles qui sont uninucléées.

ABSTRACT. - In *Antithamnionella sarniensis* Lyle (Ceramiaceae), the segmentation of the content of the tetrasporocysts is frequently abnormal. The size of the spores is variable and they are provided with 1, 2, 3 or 4 nuclei. Most frequently, they originate monstrous embryos with very slow growth and atypical morphology. The cells are short, frequently uncompletely separated and multinucleated. Nevertheless, metabolism and nuclear divisions are not hindered. The multinucleate condition seems to cause the abnormal development. A very high mortality affects too the recently liberated spores, including the multinucleate ones.

MOTS CLÉS : Rhodophyceae, *Antithamnionella sarniensis*, tétraspores, morphogénèse anormale.

INTRODUCTION

Antithamnionella sarniensis Lyle est une espèce connue des côtes atlantiques européennes, de la Normandie au Portugal (ARDRE, 1970) ainsi que des Iles Britanniques. Elle est commune sur les côtes de France où elle peut être parfois

* Université Pierre et Marie Curie, Laboratoire de Biologie végétale marine, 7 Quai Saint-Bernard, 75252 Paris Cedex 05.

très abondante, en particulier à la pointe de Bretagne (L'HARDY-HALOS, 1968).

Dans la nature, elle ne porte que rarement des organes reproducteurs et ceux qui ont été observés dans ces conditions sont presque toujours les tétrasporocystes (LYLE, 1924; HAMEL, 1924; CHEMIN, 1937; DREW, 1944; L'HARDY-HALOS, 1968 et 1985); la présence de gamétophytes, peu fréquents et en petit nombre, n'y a été signalée que très récemment (L'HARDY-HALOS, 1985)(*).

Cette absence de gamétophytes, soulignée par FRITSCH (1935, p. 725), a amené à considérer, à l'époque, que le cycle de développement de l'espèce devait être anormal et ne comprendre que des tétrasporophytes. Afin de le vérifier, SUNDENE (1964) puis VON STOSCH (1969) en ont entrepris la culture, le premier à partir d'une souche provenant des Iles anglo-normandes (localité-type de l'espèce), le second à partir d'une souche préparée à Roscoff en 1954. Les deux souches étaient de nature tétrasporophytique et, dans les deux cas, les tétraspores ont conduit à des gamétophytes fertiles morphologiquement semblables aux tétrasporophytes, ce qui a été confirmé par L'HARDY-HALOS (1985, 1986).

Mais l'absence ou la grande rareté des gamétophytes dans la nature — corroborée par nos propres observations durant plusieurs années à Roscoff — ne se trouvant toujours pas expliquée, nous avons été conduit à reprendre nous-même l'étude en culture du cycle de développement de cette espèce, à partir d'une souche de nature tétrasporophytique.

Durant ce travail, nous avons rapidement constaté l'existence d'anomalies importantes affectant, les unes la formation des tétraspores et les premiers stades de leur développement, les autres la nature des individus qui en sont issus; leur étude a dû être étendue à d'autres souches.

Les résultats obtenus concernant les premières de ces anomalies font l'objet de la présente publication.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les souches utilisées ont été préparées à partir de boutures prélevées à chaque fois sur un individu d'*Antithamnionella samiensis* récolté dans la nature. On sait (L'HARDY-HALOS, 1968) que cette espèce est difficile à distinguer de l'espèce voisine *A. spirographidis* (Schiffner) Wollaston (= *Antithamnion spirographidis* Schiffner, in L'HARDY-HALOS, 1968, 1970, 1985). L'identification spécifique des individus d'origine a été basée sur les caractères distinctifs proposés par L'HARDY-HALOS (1968).

(*) On ne peut tenir compte de la contribution de MIRANDA (1936) signalant chez cette espèce la présence de spermatocystes (sur des individus portant en outre des tétrasporocystes); en effet, le matériel étudié et figuré (fig. 11a et 11b) présente des cellules péricentrales de forme et de taille semblables à celles des autres cellules pleuridiennes ce qui conduit, en suivant L'HARDY-HALOS (1968), à le rapporter à *A. spirographidis*.

Ces souches sont représentées, dans la collection du laboratoire, chacune par un fragment de thalle dont la pérennité est assurée uniquement par bouturage et qui constitue le point de départ, par fragmentation, des thalles nécessaires pour l'expérimentation. Elles sont conservées dans des conditions défavorables à la croissance et à la reproduction : température peu élevée (14°C), lumière (naturelle) très atténuée, renouvellement du milieu de culture à de longs intervalles (2 à 3 mois).

Toutes les cultures (pour la conservation des souches et pour l'obtention de tétraspores) ont été effectuées à l'aide du milieu ES de PROVASOLI (1968) modifié; ce milieu, dit «maigre», comporte des teneurs en N et P réduites au $1/10^{\text{e}}$ de la teneur de la formule originale. Toutefois, certaines cultures destinées à des comparaisons ont été faites en milieu ERD-SCHREIBER préparé selon FØYN (1934).

Vingt souches, provenant de localités situées entre l'île de Ré et le Cap de la Hague, toutes de nature tétrasporophytique et comprenant notamment la souche originale employée par VON STÖSCH (1969), ont été examinées en culture dans les conditions suivantes : température 20°C , lumière d'énergie $20 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$, de type «blanc industrie» et de photopériode 12 h par 24 h. Deux d'entre elles (souches n^o 200 et n^o 200 bis) ont également donné lieu à des observations au cours de cultures comportant des combinaisons variées de température (14, 16, 18 ou 20°C), d'intensité d'éclairement (8, 11, 14 ou $20 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) et de photopériode (8 h, 12 h ou 16 h par 24 h); ces diverses combinaisons, nécessitées par des expériences sans rapport avec le présent sujet, seront précisées dans une publication ultérieure. Enfin et surtout, toutes les observations précises de morphologie, de cytologie et de dénombrement qui vont être évoquées plus bas, sont exclusivement basées sur du matériel des souches 200 et 200 bis cultivées dans les conditions suivantes : température 18°C , éclairement de $12 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en photopériode 12 h par 24 h. Au cours de toutes ces cultures, le milieu a été renouvelé en principe deux fois par semaine et la lumière utilisée a toujours été fournie par des tubes fluorescents de type «blanc industrie».

Le matériel -- tétrasporocystes, tétraspores et plantules issues de ces dernières -- a été examiné *in vivo* sous le microscope, en montage extemporané dans du milieu de culture.

Les noyaux des plantules ont été mis en évidence par la réaction nucléaire de Feulgen, après fixation au mélange chromo-acétique (cf. MAGNE, 1964, p. 477-478).

RÉSULTATS

1. La Tétrasporogénèse

Les conditions des cultures précisées ci-dessus ont permis d'obtenir sans problème des tétrasporocystes mûrs au bout d'environ une à trois semaines. Les tétrasporocystes se forment sur les cellules de la base des pleuridies et plus spé-

cialement sur les cellules péricentrales; au moment de la reproduction ils commencent à apparaître dans les parties les plus âgées du thalle et, dans les meilleures conditions, la zone fertile s'étend vers les parties les plus jeunes au fur et à mesure de la croissance de celles-ci.

De multiples essais dans d'autres conditions (cf. ci-dessus, Matériel et méthodes) ont montré que la formation de ces organes semble indifférente à la photopériode. En revanche, elle est stimulée, — tout comme le développement végétatif, — par l'élévation de la température entre 10 et 20°C, ainsi que par la quantité d'énergie lumineuse. Toutefois, celle-ci devient inhibitrice au-delà d'une certaine valeur et, en particulier, les cultures blanchissent sous la combinaison $20 \mu\text{E.m.}^{-2} \text{s}^{-1} \times 16 \text{ h}$.

L'observation *in vivo* des tétrasporocystes montre que, très souvent, le clivage de leur contenu s'effectue incomplètement ou même pas du tout, bien que les divisions nucléaires aient lieu et que quatre noyaux soient présents. Ces derniers peuvent être en effet repérés le plus souvent de façon certaine *in vivo*, au milieu du protoplasme dense qui les entoure. Lors de leur déhiscence — aisément observable *in vivo* — les sporocystes libèrent très souvent, au lieu de quatre spores uninucléées de taille identique selon la règle, seulement une, deux ou trois spores de taille variable, les plus grosses étant bi-, tri- ou quadrinucléées et les plus petites uninucléées ou même anucléées. Ces petites spores anucléées, d'un diamètre de 5 à 20 μm , résultent d'un clivage très inégal du contenu du sporocyste qui ne produit d'autre part qu'une seule grosse spore quadrinucléée; dans certains cas d'ailleurs, ces petites spores restent dans le fond du sporocyste vidé.

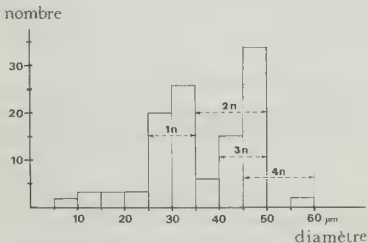


Fig. 1 — Fréquence des tailles des tétraspores au moment de leur émission, avec indication du nombre des noyaux (n) qu'elles contiennent.

L'étude de la taille des spores émises a été faite *in vivo*, alors qu'elles sont encore emprisonnées au sein de la touffe de filaments portant les sporocystes dont elles viennent de se libérer et qui les protège d'un écrasement par la lamelle couvre-objet. La répartition de 113 unités, en fonction de leur diamètre et par classe de tailles de 5 en 5 μm , a donné l'histogramme de la fig. 1. D'autre part le dénombrement de leurs noyaux, effectué dans tous les cas où ceux-ci étaient suffisamment distincts, a permis de constater que, dans leur grande majorité, les spores uninucléées ont un diamètre compris entre 25 et 35 μm et les spores quadrinucléées, entre 45 et 60 μm , tandis que l'état binucléé a été rencontré entre 35 et 50 μm et l'état trinucléé entre 40 et 50 μm ; toutes les spores de diamètre inférieur à 20 μm , sauf une (16 μm), étaient anucléées (fig. 2).

2. Le développement des plantules issues des tétraspores

L'HARDY-HALOS (1970, p. 266) écrit : « Chez l'*Antithamnion sarniense*, presque toutes les tétraspores d'un même tétrasporophyte commencent leur développement *in situ*. » Les observations que nous avons effectuées ne permettent pas de se rallier à une telle opinion. Nous avons constaté au contraire, dans les montages extemporanés de fragments de thalles fertiles parvenus à maturité, que les spores quittent normalement les sporocystes et se retrouvent en grand nombre dans la préparation. Nous n'avons pas observé de développement dans les sporocystes et ce dernier comportement semble exceptionnel. En revanche, sur les thalles fertiles qui n'ont pas été dérangés depuis plusieurs jours durant la période de reproduction, on observe une proportion importante de plantules fixées au hasard sur ceux-ci. Toutes les observations qui suivent ont été effectuées sur des spores ou des plantules parvenues au fond du récipient de culture.

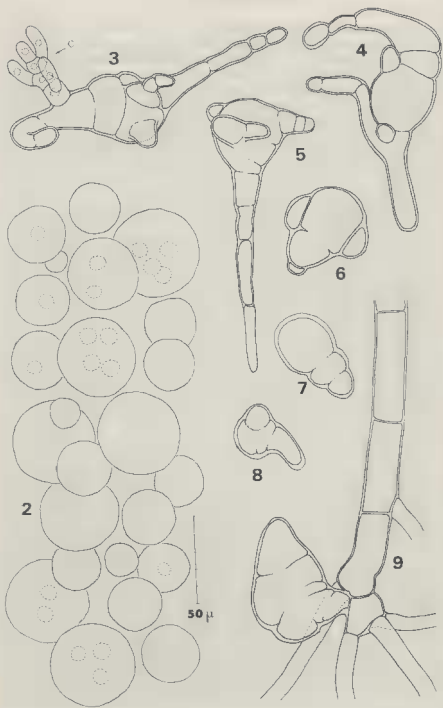
Le suivi du développement des sporées révèle trois comportements bien distincts des spores ou des plantules qui en dérivent.

Tout d'abord, de nombreuses spores avortent sans entamer la germination et meurent dans les 24 heures qui suivent leur émission (fig. 13).

Ensuite, parmi les plantules qui se développent, certaines évoluent en jeunes individus présentant la morphologie caractéristique des embryons bipolaires de Cérarniacées, tandis que d'autres, en bien plus grand nombre, donnent des embryons de forme anormale.

Chez les embryons normaux, l'embryospore ne se vide pas mais se cloisonne, poussant à une de ses extrémités un rhizoïde et à l'autre un axe végétatif unisériel à croissance apicale, ébauche du cladome principal du nouvel individu. Ces plantules se développent rapidement dans les conditions de culture employées, atteignant 1 à 2 mm en quelques jours; elles ne se rencontrent qu'en faible proportion.

Les embryons anormaux se comportent très différemment des précédents : leur croissance ne progresse que très lentement et leur morphologie, très variée, s'éloigne le plus souvent notablement de celle des embryons normaux (fig. 3 à 8 et 10 à 13).



Le plus fréquemment, l'embryospore, qui s'hypertrophie sans beaucoup se cloisonner, demeure reconnaissable mais perd plus ou moins la symétrie axiale qui caractérise l'embryon normal. Souvent elle développe plusieurs axes courts insérés au hasard (fig. 3, 4, 5 et 11), parfois ramifiés, formés d'articles courts et de forme souvent irrégulière; dans certains cas, ces axes peuvent être pourvus de nombreuses ramifications et prendre une allure buissonnante. Le plus souvent se forment un à plusieurs rhizoïdes (fig. 3, 4 et 5) mais on rencontre aussi des embryons globuleux qui ne parviennent pas à différencier d'appendices (fig. 6, 7 et 8).

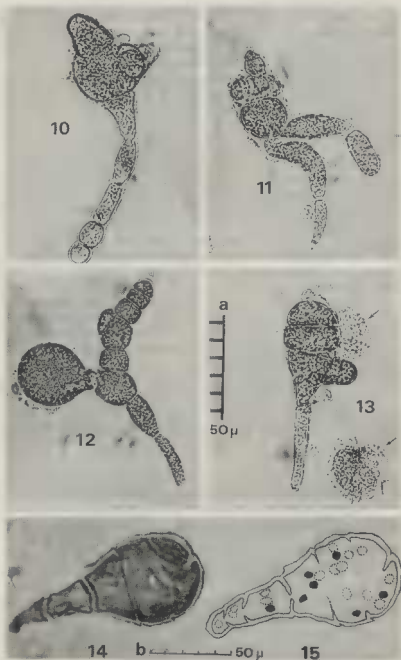
Les parois de l'embryospore et des articles d'embryons anormaux âgés de plusieurs jours sont remarquablement épaisses et, d'autre part, les cloisons de segmentation de l'embryospore sont presque toujours incomplètes par leur centre, parfois même réduites à un étroit - mais très épais - bourrelet périphérique auquel ne semble correspondre aucun cloisonnement du cytoplasme et, de ce fait, la plantule peut se trouver alors transformée en une vésicule à cavité continue (fig. 15). Les protoplasmes, très riches en plastes et en granules de rhodamylon, sont très denses, ce qui contraste fortement avec les cellules à contenu limpide des individus normaux développés dans les mêmes conditions.

Les préparations colorées par la réaction de Feulgen montrent que les différents articles, aussi bien ceux qui constituent les appendices que les «compartiments» de l'embryospore, sont en général pourvus chacun de plusieurs noyaux, qui peuvent être particulièrement nombreux dans l'embryospore elle-même (fig. 14 et 15). Les divisions de ces noyaux se déroulent de façon synchrone.

Les tentatives de «forçage» des plantules anormales, par renouvellement fréquent du milieu et en les plaçant dans les conditions les plus favorables à la croissance, ont montré que, quoiqu'on fasse, cette dernière demeure extrêmement lente et que, tôt ou tard, l'expérience se termine, soit par la dégénérescence puis la mort des articles les uns après les autres, soit par le bourgeonnement, en position axiale ou plus souvent latérale, d'un jeune cladome de forme normale (fig. 3c) à cellules uninucléées, qui se développe alors très rapidement, l'embryon monstrueux restant fixé à sa base (fig. 9). Cette heureuse issue est toutefois peu fréquente.

Dans le but d'estimer l'importance de la léthalité des plantules, on a suivi individuellement le sort d'un certain nombre de spores provenant de sporées émises durant un temps court (moins de 24 heures) sur support quadrillé, afin de repérer la position des spores et de pouvoir les identifier à tout moment durant l'expérience. Les sporées ont été examinées toutes les 24 heures durant les

Fig. 2 à 9 — Tétraspores et embryons anormaux. 2 : tétraspores au moment de leur émission; dans certaines d'entre elles, les noyaux ont pu être distingués. 3 à 8 : divers aspects d'embryons monstrueux; en 3, un jeune cladome typique (c) s'est individualisé récemment; en 6, 7 et 8, embryons globuleux à cloisons incomplètes. 9 : base d'un individu normalement développé mais issu d'un embryon monstrueux encore rattaché à sa base. L'échelle est commune à toutes les figures.



trois premiers jours, puis tous les deux jours ou tous les trois jours ensuite, jusqu'au 20^e jour.

Le premier examen, — moins de 24 heures après la fin de la ponte, — a révélé la présence de spores mortes en assez grande quantité; toutefois leur dénombrement n'a pas été tenté, beaucoup d'entre elles n'étant plus qu'à l'état de lambeaux difficiles à identifier avec certitude. Les spores vivantes, fixées, et dont beaucoup avaient déjà commencé à former un embryon, étaient au nombre de 456. Durant les jours suivants, alors que quelques rares individus ont formé rapidement un cladome caractéristique, la plupart des embryons ont acquis une forme monstrueuse, puis leur développement est resté presque stagnant, jusqu'à ce qu'ils dégénèrent plus ou moins précocement, par une décoloration brusque chez les embryons globuleux et progressive chez les articulés. Certaines des spores (au nombre de 11) qui étaient de très petite taille (moins de 20 μm) sont toutes mortes sans amorcer aucun développement. Seuls quelques rares embryons monstrueux ont pu, après plusieurs jours, différencier un cladome. Au vingtième jour, le bilan s'est établi à 13 individus présentant un cladome à morphologie normale, 374 morts et 69 embryons monstrueux profondément anormaux, très certainement non viables.

La présence de tétraspores anormales et d'embryons monstrueux en grand nombre, accompagnée d'une léthalité importante, n'est pas limitée aux deux souches étudiées ici (n^o 200 et n^o 200 bis). Elle existe, avec une importance comparable, chez les 18 autres souches parmi les 20 évoquées plus haut (cf. Matériel et méthodes). Elle n'est pas non plus limitée aux conditions dans lesquelles ont été obtenues les spores et les plantules qui viennent d'être décrites. Elle a en effet été observée, chez les souches 200 et 200 bis encore, dans les diverses combinaisons de températures, d'intensités énergétiques et de photopériodes déjà évoquées. Elle existe également en lumière naturelle. Enfin, l'utilisation du milieu Erd-Schreiber au lieu du milieu ES Provasoli, toutes autres conditions restant identiques, n'a apporté aucune modification aux résultats. On peut donc admettre que le phénomène est indépendant à la fois de la lignée considérée et des conditions d'ambiance, au moins dans l'éventail de celles qui ont été testées.

DISCUSSION

Les différentes observations rapportées ci-dessus montrent que les monstruosité affectant les embryons semblent avoir leur source dans l'état plurinucléé.

Fig. 10 à 15 — Embryons anormaux. 10, 11, 12 et 13 : embryons observés *in vivo*; en 13, présence de deux spores mortes (flèches); l'échelle est commune à ces figures. 14 : embryon monstrueux fixé et coloré (réaction de Feulgen) vu sensiblement en coupe optique; quelques-uns des noyaux sont discernables ainsi que des cloisons incomplètes. 15 : calque de l'image précédente; les noyaux discernables dans le plan de mise au point ont été figurés en noir et les noyaux situés dans d'autres plans, en pointillé.

comme l'attestent le parallélisme entre les deux phénomènes d'une part, et le fait que la morphogenèse normale est rétablie par un retour à l'état uninucléé d'autre part. On est porté à penser que l'état plurinucléé des articles ou segments des embryons dérive de l'état plurinucléé des spores d'origine qui, lui-même, est la conséquence directe de l'inégalité ou du défaut de segmentation du contenu du tétrasporocyste. On peut donc désigner cette anomalie par le nom d'**anomalie de segmentation du tétrasporocyste**.

Cette anomalie n'a jamais encore été signalée comme telle chez *A. samiensis*, bien que la culture de cette espèce ait été faite à plusieurs reprises (CHEMIN, 1937, SUNDENE, 1964, VON STOSCH, 1979, L'HARDY-HALOS, 1968, 1970, 1985). Toutefois, il n'est pas impossible que certains des auteurs en aient constaté les effets, sans en avoir saisi la signification. Ainsi, CHEMIN (1937) a figuré un embryon encore très peu développé mais pourvu déjà de deux rhizoïdes (cf. sa fig. 67-1, à gauche), évoquant un embryon monstrueux. D'autre part, L'HARDY-HALOS (1970, pp. 265-267 et fig. 13B) a observé des plantules atypiques ■■ développant à l'intérieur des sporocystes, situation à laquelle l'auteur attribue plus ou moins implicitement leur forme anormale; cette interprétation a été réaffirmée récemment (L'HARDY-HALOS, 1985) avec à l'appui une image (*loc. cit.*, fig. 13) très étroitement comparable à notre fig. 9. Devant la grande similitude morphologique des plantules, qui se dégage de la comparaison des illustrations fournies par L'HARDY-HALOS et par le présent travail, on est porté à supposer que la même cause les a produites dans les deux cas. Dans l'optique développée ici, cette cause est l'anomalie de segmentation des sporocystes, alors que pour L'HARDY-HALOS, c'est la germination intra-sporocystaire. On a vu que cette dernière situation, rencontrée avec une très haute fréquence par L'HARDY-HALOS (1970, p. 266) dans des conditions d'ambiance non précisées et sans indication du sort ultérieur des plantules, ne peut être étendue au matériel étudié ici; ce dernier en effet a fourni sans problème des sporées abondantes laissant derrière elles des thalles aux sporocystes vides. On doit toutefois noter une autre observation de L'HARDY-HALOS (1970, p. 267, fig. 14A) sur une autre Cérarniacée pas très éloignée systématiquement de l'*A. samiensis*, l'*Antithamnion plumula*: lorsque les plantules de cette espèce se développent — là encore — dans un tétrasporocyste, «certaines d'entre elles possèdent des cellules plurinucléées (. . .)». Mais, par la suite, la formation de cloisonnements intercellulaires redonne des articles uninucléés». Il y a là une situation qui rappelle curieusement celle des embryons anormaux étudiés ici et qui mériterait de nouvelles recherches.

Une telle anomalie, comportant une segmentation atypique des sporocystes, accompagnée d'une polynucléité et de monstruosité morphogénétiques, ne semble pas avoir été signalée non plus de façon certaine chez d'autres Rhodophycées. DIXON (1960) chez *Ceramium*, et BONEY (1963) chez *Antithamnion plumula*, ont fait connaître que le contenu du tétrasporocyste pouvait se comporter comme une seule spore, mais sans préciser la situation de l'appareil nucléaire ni ce que devient cette spore par la suite. En laissant de côté le cas particulier des bispores binucléées de certaines Corallinacées qui n'est qu'un

aspect d'un comportement normal, comme l'ont bien montré les travaux de SUNESON (1950, 1982), on doit rappeler certains travaux dont les résultats se rapprochent de ceux obtenus ici. Ainsi, selon KNAGGS (1967) puis WEST (1969), le *Rhodochorton purpureum* peut former, dans ses tétrasporocystes, des bispores qui sont binucléées, mais ce comportement est sans effet sur la suite du développement car, au cours de la germination, un seul des deux noyaux s'engage dans le tube germinatif et ainsi l'état binucléé n'est que transitoire. VAN DER MEER (1977) a montré d'autre part, grâce à l'utilisation de mutants colorés dans l'étude d'un *Gracilaria* sp. dont les tétrasporocystes peuvent produire des spores bi- et tétranucléées, que celles-ci donnent naissance à des chimères; mais un processus de compensation rétablit dès la germination l'état uninucléé par formation de cloisons séparant les noyaux. Ainsi, dans ce cas comme dans le précédent, la polynucléie, limitée à la spore, n'est que transitoire et ne s'accompagne d'aucun désordre morphogénétique. Aucun de ces deux cas ne peut être comparé à celui d'*A. sarniensis*.

L'effet le plus certain de l'anomalie de segmentation est le blocage de la morphogénèse. Ce blocage se traduit par un ralentissement très accentué de la croissance dû, à la fois, à une baisse de la fréquence des divisions cellulaires et à une réduction de l'élongation des cellules, ainsi que par le développement aberrant d'axes ou de rhizoïdes surnuméraires. Il est fort possible que ce comportement soit déterminé par la confrontation des noyaux dans les articles du thalle, car le développement anormal fait place à une morphogénèse typique dès qu'il y a retour à l'état uninucléé. Ainsi, les noyaux qui sont appelés à coopérer de façon coordonnée lorsqu'ils sont séparés les uns des autres par des parois squelettiques, voient leurs actions s'annihiler lorsqu'ils se trouvent réunis dans une même cavité cellulaire.

En revanche, l'état plurinucléé ne semble pas constituer une entrave au métabolisme. Les preuves de l'activité de celui-ci dans les embryons monstrueux sont évidentes : les plastes sont nombreux et apparemment en bon état, les cytoplasmes sont bourrés de grains de rhodamylon dont la synthèse se poursuit manifestement ainsi que celle de la substance pariétale, comme le prouve l'épaississement des parois en dépit du fait que les cloisons transversales ne parviennent souvent pas à s'achever; enfin les divisions nucléaires se poursuivent.

Mais ce métabolisme actif ne peut entretenir la vie s'il ne trouve pas son aboutissement dans une morphogénèse normale, et – si un retour à l'état uninucléé n'intervient pas, – tous les embryons monstrueux sont condamnés à la dégénérescence et à la mort. Étant donné le taux très bas de rescapés (13 sur 456, soit 2,8 %), l'existence de cette anomalie constitue un handicap sérieux dans la stratégie de propagation de l'espèce.

On ignore présentement le déterminisme exact de cette tare. Mais, étant donné qu'elle semble indépendante des conditions de l'environnement, on ne peut guère lui attribuer qu'un déterminisme interne, conséquence vraisemblable d'une mutation.

On peut se demander si elle existe depuis longtemps. Vraisemblablement, elle était déjà présente au temps de CHEMIN (1937); à coup sûr elle existait en

1954, moment où VON STOSCH a préparé la souche qu'il a utilisée et qui existe encore. (Selon J. Rueness (communication personnelle) la souche préparée et employée par SUNDENE (1964) n'a pu être retrouvée). Enfin, le fait qu'elle semble affecter toutes les lignées dans une partie importante de l'aire géographique de l'espèce montre que, très vraisemblablement, sa présence chez celle-ci est déjà ancienne.

Il semble bien, enfin, que la mortalité constatée chez les plantules n'est pas une conséquence de l'anomalie de segmentation elle-même, et même n'est pas liée à celle-ci. On a vu en effet qu'elle peut atteindre les spores elles-mêmes dès leur libération. D'autre part et surtout, elle peut atteindre aussi les embryons issus de spores uninucléées c'est-à-dire non frappées par l'anomalie; ceci est évident lorsqu'on met en parallèle leur fréquence (46 pour 113 spores de toute nature (cf. fig. 1) soit 40 %) et la fréquence des embryons viables, déterminée ci-dessus (2,8 %).

L'anomalie de segmentation qui existe chez *A. sarniensis* est donc accompagnée d'autres anomalies dont l'une, de nature encore inconnue, est léthale pour beaucoup de spores et d'embryons. Une prochaine publication fera état d'une troisième anomalie concernant, cette fois, la succession des générations dans le cycle de développement.

REMERCIEMENTS

L'auteur remercie particulièrement M. le Professeur H.A. VON STOSCH (Marburg) qui lui a aimablement fait parvenir sa souche d'*A. sarniensis*, ainsi que M. J. COSSON (Caen) qui a fourni le milieu Erd-Schreiber et M. C. BIDOUX qui a assuré l'illustration photographique.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARDRÉ F., 1970 — Contribution à l'étude des Algues marines du Portugal. 1. La Flore. *Portug. Acta Biol.* (B) 10 (1-4) : 137-555., 56 pl.
- BONEY A.D., 1963 — Development of spore of *Antithamnion plumula* (Ellis) Thuret *in situ*. *Brit. Phycol. Bull.* 2 : 255-257.
- CHEMIN E., 1937 — Le développement des spores chez les Rhodophycées. *Rev. Gén. Bot.* 49 : p. 205 et seq.
- DIXON P.S., 1960 — Marine algae of the British Isles : the genus *Ceramium*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 39 : 331-374.
- DREW K.M., 1944 — Nuclear and somatic phases in the Florideae. *Biol. Rev.* 19 (3) : 105-120.
- FÖYN B., 1934 — Lebenszyklus und Sexualität der Chlorophyceae *Ulva lactuca* L. *Arch. Protistenk.* 83 : 154-177.
- FRITSCH F.E., 1935 — The structure and reproduction of the Algae, vol. I. Cambridge, University Press, 791 p.

- HAMEL G., 1924 — Sur l'apparition d'une algue nouvelle sur les côtes de Bretagne et de Normandie (*Antithamnionella sarniensis* Lyle). *Rev. Algol.* 1 : 50-52.
- KNAGGS F., 1967 — Modified sporangia on the tétrasporophyte of *Rhodochorton purpureum* (Lightf.) Rosenvinge. *Nova Hedwigia* 13 : 139-143.
- L'HARDY-HALOS M.-Th., 1968 — Les Ceramiacées (Rhodophyceae, Florideae) des côtes de Bretagne. 1. Le genre *Antithamnion* Nägeli. *Rev. Algol.* n. s. 9 : 152-183, pl. 7.
- L'HARDY-HALOS M.-Th., 1970 — Recherches sur les Céramiacées (Rhodophycées, Cérariales) et leur morphogénèse. I - Structure de l'appareil végétatif et des organes reproducteurs. *Rev. Gén. Bot.* 77 : 211-287.
- L'HARDY-HALOS M.-Th., 1985 — Les Céramiacées (Rhodophycées) des côtes de Bretagne, II. Particularités biologiques de l'*Antithamnion sarniense* (Lyle) G. Feldmann et de l'*A. spirographidis* Schiffner. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 8 : 89-116.
- LYLE L., 1922 — *Antithamnionella*, a new genus of algae. *J. Bot.* 60 : 346-351.
- MAGNE F., 1964 — Recherches caryologiques chez les Floridées (Rhodophycées). *Cah. Biol. Mar.* 5 : 461-671.
- MIRANDA F., 1936 — Nuevas localidades de algas de las costas septentrionales y occidentales de España. *Bolet. Soc. Esp. Hist. Nat.* 36 : 367-381.
- PROVASOLI L., 1968 — Media and prospects for the cultivation of marine algae. In WATANABE A. and HATTORI A. (Eds.), *Cultures and collection of Algae*. Proc. US-Jap. Conf., Hakone, 1966. *Jap. Soc. Plant Physiol.* : 63-75.
- STOSCH H.A. von, 1969 — Observations on *Corallina*, *Jania* and other red algae in culture. *Proc. Int. Seaweed Symp.* 6 : 389-399.
- SUNDENE O., 1964 — The conspecificity of *Antithamnion sarniense* and *A. spirographidis* in view of culture experiments. *Nytt Mag. Bot.* 12 : 35-42, 3 pl.
- SUNESON S., 1950 — The cytology of the bispore formation in two species of *Lithophilum* (*L. littorale* and *L. corallinae*) and the significance of the bispores in Corallinaceae. *Bot. Not.* 1950 (4) : 429-450.
- SUNESON S., 1982 — The culture of bisporangial plants of *Dermatolithon littorale* (Rhodophyta, Corallinaceae). *Brit. Phycol. J.* 17 : 107-116.
- VAN DER MEER J.P., 1977 — Genetics of *Gracilaria* sp. II. The life history and genetic implications of cytokinetic failure during tetraspore formation. *Phycologia* 16 (4) : 367-371.
- WEST J.A., 1969 — The life histories of *Rhodochorton purpureum* and *R. tenue* in culture. *J. Phycol.* 5 : 12-21.